

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Г. В. ЛОПАШОВ

УСЛОВИЯ ОБМЕНА ЗАЧАТКОВ ГЛАЗ И ПУТИ ИХ РАЗВИТИЯ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 7 II 1951)

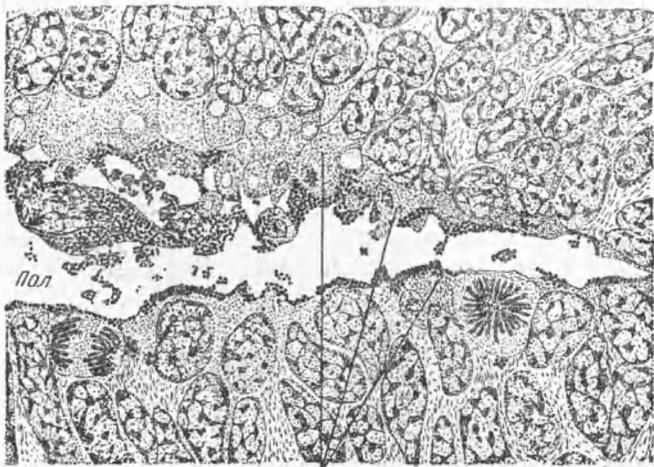
В различных условиях развития зачатки глаз превращаются в клеточные формы тех или иных частей глаза: при скоплении — в сетчатку, при однослойном распластывании в присутствии мезенхимы — в пигментный эпителий (4, 5). Возникло предположение, что эти направления путей развития связаны в основном с условиями обмена, в которые попадают при этом клетки глаз. Некоторые новые наблюдения и обобщения предыдущего материала дают известную возможность для обоснования подобного представления. Объектами исследований были зародыши аксолотля (*Amblystoma mexicanum*), тритонов (*Triturus taeniatus* и *T. vittatus*), остромордой и зеленой лягушек (*Rana arvalis* и *R. esculenta*), зеленой жабы (*Bufo viridis*) и чесночницы (*Pelobates fuscus*).

1. О внутриклеточных явлениях при начале дифференцировки сетчатки. Прижизненные наблюдения на эксплантатах зачатков глаз и картины срезов опытных и нормальных глаз показывают, что при дифференцировке сетчатки происходит закономерное вытеснение содержащихся в ней пигментных зерен. Это вытеснение в нормальном развитии идет в сторону первичной полости глаза и происходит одновременно с началом потемнения пигментного эпителия и тотчас перед появлением палочек и колбочек. Пигмент, который скопляется в концах клеток сетчатки, где вскоре появятся палочки и колбочки, выходит оттуда отдельными зернами или отторгается в виде густо пигментированных пластинок поверхностного слоя клеток. Те же картины имеют место и в случае эксплантированных и пересаженных глаз, причем выход пигмента особенно ясно виден в тех случаях, когда весь зачаток глаза развивается в сетчатку (рис. 1, аксолотль). Кроме этих зерен, при дифференцировке сетчатки (в нормальном развитии, при пересадках и эксплантациях) возникают также шаровидные тела, наполненные пигментом; они образуются, повидимому, из клеток, оказавшихся неспособными освободиться от пигмента и отторгнутых из состава сетчатки. Такие же черные шары, крупных размеров, возникают при преобразовании клеток радужины и пигментного эпителия в сетчатку в процессе регенерации (7).

Пигмент подвергается вытеснению, повидимому, независимо от его происхождения. В число вытесняемых зерен входят как исходный пигмент зародышей, попавший в клетки сетчатки, так и пигментные зерна, возникшие позже, вероятно, из бесцветных цитоплазматических гранул, как в хроматофорах (1) и в глазах бесцветных зародышей (2, 8). Образование пигментных гранул, характерных для одного из производных зачатка глаза — пигментного эпителия, очевидно, имеет место

и при начале развития клеток глаза в сетчатку. Но затем дифференцировка в направлении сетчатки становится преобладающей и вытесняет как пигментные зерна, так и пигментированные клетки.

2. О внутриклеточных явлениях при начале дифференцировки пигментного эпителия. При дифференцировке пигментного эпителия имеет место другая картина. В то время, когда (по данным на светлоокрашенных видах) пигментные зерна скопляются на поверхности сетчатки, они появляются и в пигментном эпителии. Но в последнем вслед за появлением пигментных зерен происходит интенсивное нарастание их числа, пока они не «насыщают» всю цитоплазму. Вместе с тем, повидимому, в отличие от клеток сетчатки, клетки пигментного эпителия не образуют внутри себя сколько-нибудь выраженных опорных структур. В пользу этого



СК

Рис. 1

говорит тот факт, что при изоляции они становятся шарообразными, а при облегании мезенхимной оболочкой принимают плоскую форму; клетки же сетчатки, изолированные в одиночку и небольшими группами (2), сохраняют форму и образуют палочки, колбочки, отростки и тому подобные образования. Можно предполагать, что переход клеток глаза на путь их заполнения пигментными зернами вместе с тем препятствует развитию в них структур, способствующих приданию им устойчивой формы.

3. Об условиях, ведущих к развитию пигментного эпителия или сетчатки. Клетки пигментного эпителия образуются в условиях:

1) Распластывания клеток зачатка глаза после их облегания мезенхимой, когда одна плоская поверхность их обращена к жидкой среде первичной полости глаза (или соответствующей ей полости), а другая — к мезенхимной оболочке (4, 5).

2) Непосредственного омывания части их поверхности током крови. Повторение прежних опытов помещения зачатков глаз в отверстия стенки сосудов (5) на зародышах аксолотля вновь подтвердило эти опыты.

3) Обособления отдельных клеток зачатков глаз, развивающихся целиком в сетчатку, в полости этих глаз; такие изолированные клетки превращаются в уже описанные пигментированные шары.

Пути превращения клеток зачатка глаза в пигментированные клетки оказываются различными. При контакте с мезенхимной оболочкой

клетки сначала уплощаются и лишь затем наполняются пигментными зернами. При омывании током крови изменения начинаются с нарастания числа пигментных зерен, тогда как форма клеток может сначала и не меняться.

У зародышей зеленой лягушки на стадии нейрулы удалялся зачаток крови; развивались личинки, лишенные кровяных клеток (а иногда и сердца). Строение личинок в основном нормально и они не отстают сколько-нибудь заметно от контрольных в развитии общих размеров и формы тела и в пигментации кожных хроматофор. Но к тому сроку (стадия исчезновения наружных жабер контроля), когда у контрольных личинок глаз уже давно черен, у бескровных он почти совсем бесцветен; хроматофоры же на их радужине окрашены нормально. Размер этих глаз несколько меньше, их сетчатка менее развита, чем у контроля, но построена типично. Пигментный же эпителий местами слабо пигментирован, местами же из него выходят пигментные зерна, и он становится бесцветным; в этих участках мезенхимная оболочка не облегает его вплотную. Повидимому: 1) кровь участвует в нормальном окрашивании пигментного эпителия; 2) без притока крови сосудистая оболочка не образуется; 3) условия пигментации хроматофор и пигментного эпителия в тех или иных звеньях этого процесса отличаются друг от друга.

Исследование нормального развития глаз, включавшее детальное постадийное вскрытие живых зародышей, показало, что клетки рыхлой мезенхимной прослойки, лежащей между глазом и мозгом, лишь слабо и в отдельных точках связаны с задней стенкой глаза. Позже между этими клетками входит кровь, образуя систему лакун и оmyвая будущий пигментный эпителий. Вслед за этим на месте системы лакун образуются сосуды и возникает сосудистая оболочка. Пигментный эпителий начинает пигментироваться и уплощаться еще до подхода крови, одновременно с сетчаткой; но с подходом крови к пигментному эпителию и началом ее порозовения у всех исследованных видов происходит резкое нарастание его пигментации. Радужина, к которой кровь подходит позже, и пигментируется соответственно позже.

4. Совокупность изложенных данных позволяет дать предположительное представление о природе условий, ведущих к возникновению разных частей глаза. Вероятно, что во всех случаях образования пигментированных клеток, а именно: 1) обтекания кровью части их поверхности; 2) их распластывания по мезенхимной оболочке, когда к тонкой оболочке и жидкой среде организма (менее физиологически полноценной, чем кровь) оказывается обращенной наибольшая поверхность клеток, и 3) изоляции клеток зачатка глаза — возникают схожие условия обмена. Эти условия создают возможность нарастания числа пигментных зерен. При этом для поддержания клеток пигментного эпителия в их типичном виде необходима опора в виде мезенхимной (сосудистой) оболочки — без нее они изолируются и погибают, или превращаются в сетчатку. Можно думать, что в пигментации нормальных глаз исследованных видов соучаствуют оба условия — распластывания по мезенхимной оболочке и обтекания кровью, которые и в отдельности могут обусловить развитие клеток глаз в сторону пигментного эпителия.

От этих условий резко отличаются условия обмена скоплений клеток, где они окружены массой других клеток и обладают меньшей связью со средой; в этих физиологических условиях создаются преимущества для выявления тех возможностей развития клеток глаз, которые ведут к образованию опорных белковых структур. Вместе с тем в условиях скоплений клетки оказываются в разных физиологических условиях в отношении к источникам обмена, с чем, возможно, связана различная дифференцировка слоев сетчатки (в отличие от однородной дифференцировки пигментного эпителия). При этом в зоне контакта с

эктодермой возникают одновременно и условия границы клеток глаза и физиологические условия, характерные для скоплений. Поэтому условия зоны контакта способствуют образованию сетчатки (3), но вместе с тем ведут к возникновению наиболее плотного образования зачатка глаза — закладки внутренней пограничной перепонки (6). Она образуется раньше и обладает большей устойчивостью у бесхвостых амфибий, где слипание глаза с эктодермой существует с более ранних стадий и является очень плотным.

5. Изложенные данные и сопоставления позволяют сделать некоторые более общие выводы.

а) Вероятно, что расчленение зачатков на их разнородные части в ходе развития включает в качестве ведущего явления изменения обмена в различных частях зачатка, в связи с отличиями в их отношении к среде. Явления, которые при ограничении односторонними опытами пересадок и эмпирическими выводами из них производили впечатление «саморасчленения» и «регуляции», на деле являются следствиями того, что специальный обмен зачатков приобретает местные отличия в связи с отношениями их частей к среде обмена. Никакого «саморасчленения» и «регуляции», независимых от условий, в которых возникают эти отличия, не существует. Это ясно видно на таком регуляционном зачатке, как глаз амфибий: как целый зачаток глаза, так и его части расчленяются типичным для нормального глаза образом лишь при наличии условий, необходимых для подобного расчленения.

б) Контактные воздействия разнородных зачатков (индукции) включают в себя местные изменения их специального обмена; эти изменения могут быть, однако, достигнуты и другими путями, что хорошо видно в случае образования сетчатки не только при контакте с эктодермой, но и в условиях, ведущих к скоплению клеток зачатков глаз (при их развитии в физиологическом растворе и в полостной жидкости зародышей).

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
20 I 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Я. А. Винников, ДАН, 48, 314 (1945). ² Я. А. Винников, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 633 (1947). ³ Н. И. Драгомиров, там же, № 5, 741 (1939). ⁴ Г. В. Лопашов, ДАН, 48, 634 (1945); 53, 181 (1946). ⁵ Г. В. Лопашов, ДАН, 60, 1281 (1948). ⁶ Г. В. Лопашов, ДАН, 61, 581 (1948). ⁷ Г. В. Лопашов, ДАН, 69, 865 (1949). ⁸ I. Fischer, Arch. exp. Zellf., 21, 92 (1938).